Morphologie et reproduction par développement direct d'un Anoure du Mont Nimba, Arthroleptis crusculum *Angel.*

Par J. Guibé et M. Lamotte.

L'espèce *Arthroleptis crusculum* a été décrite par F. Angel en 1950 sur du matériel — une dizaine de spécimens — provenant du Mont Nimba en Guinée-Française [1]. Plusieurs dizaines d'autres spécimens ont pu être capturés depuis au cours de nouvelles recherches faites dans les divers biotopes de cette région. L'existence de telles séries et le parfait état de conservation des nouveaux exemplaires permettent de préciser certains points de la diagnose originelle et de mieux définir ainsi les caractéristiques de l'espèce. Ces détails s'avèrent indispensables si l'on veut pouvoir distinguer *A. crusculum* des autres espèces du genre *Arthroleptis*, dont la complexité systématique est considérable en raison de l'absence presque totale de caractères utilisables pour définir les espèces.

En même temps s'est trouvée précisée la répartition écologique de cet *Arthroleptis* et un aspect remarquable de sa biologie : un développement direct des jeunes, qui sortent tout métamorphosés d'œufs à gros vitellus déposés, au nombre d'une quinzaine, dans des nids aménagés dans le sol, à quelques centimètres de profondeur.

Caractères morphologiques de l'espèce (fig. 1).

— Espèce de petite taille, ne dépassant pas 2 cm de longueur totale.

La tête est relativement grosse, à peine plus longue que large ; sa longueur est comprise de 2,3 à 2,6 fois dans celle du corps. La langue est cordiforme, avec une petite papille ronde à son quart antérieur. Le museau est arrondi, le canthus rostralis peu marqué. Les narines sont un peu plus rapprochées de l'extrémité du museau que de l'œil ; l'espace qui les sépare l'une de l'autre est sensiblement égal à la distance entre l'œil et la narine et à l'espace interorbitaire. Ce dernier est égal à la largeur de la paupière supérieure. L'œil est grand, son diamètre horizontal un peu plus court que le museau. Le tympan est petit, assez éloigné de l'œil, peu dis-

1. Mission M. Lamotte, 1941-1942.

tinct, de forme plus ou moins ovale ; son diamètre vertical est presque égal à la distance œil-narine.

Les doigts sont obtus ; le 1 plus court que le 2 ; celui-ci nettement plus long que le 4. Les tubercules sous-articulaires sont globuleux et saillants. La base des doigts et la région palmaire sont garnies de gros tubercules arrondis (fig. 2).

La patte postérieure est courte. L'articulation tibiotarsienne

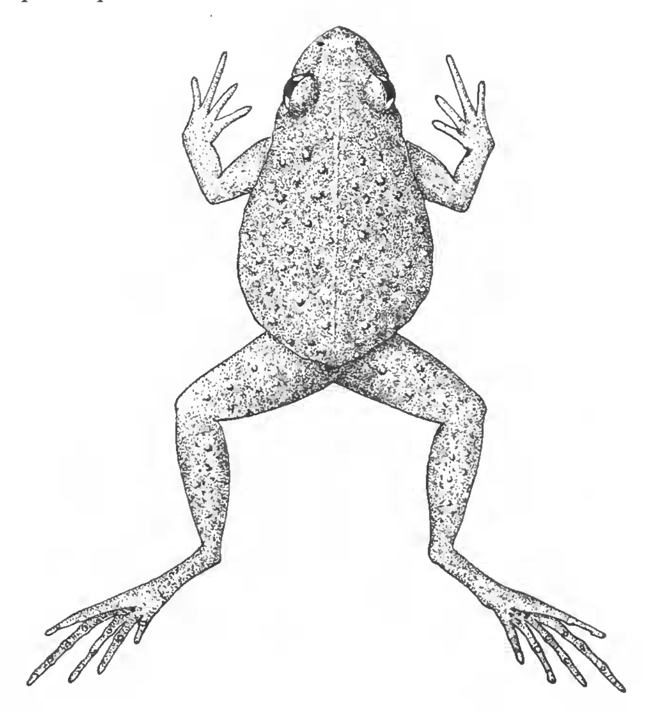


Fig. 1. — *Arthroleptis crusculum* Angel. Femelle adulte.

atteint l'œil. Le fémur est aussi long ou à peine plus court que le tibia. La longueur de ce dernier est comprise de 1,9 à 2,6 fois dans celle du corps. Le pied, sans le tarse, est à peine plus court que le tibia. Les orteils sont obtus, le III plus long que le V ; il n'existe pas de palmure. Les métatarsiens externes sont unis sur toute leur longueur. Les tubercules sous-articulaires sont arrondis et saillants ; le tubercule métatarsien interne est gros et plus ou moins globuleux. A la base des orteils, II, III, IV, on remarque, en arrière du tubercule sous-articulaire, un petit tubercule basal saillant auquel font suite des tubercules surnuméraires plus ou moins alignés le long des métatarsiens (fig. 2).

Les téguments sont chagrinés, avec des verrucosités éparses sur le dos, plus nombreuses sur les flancs et les jambes. Souvent il existe une très fine ligne saillante médio-dorsale. La face inférieure des cuisses et l'abdomen sont grossièrement granuleux.

La coloration est uniformément ardoisée sur le dos, sans dessin ni taches. La face inférieure est blanchâtre, plus ou moins abondamment saupoudrée de foncé, sur la gorge, la poitrine, les côtés de l'abdomen et les cuisses. Le pourtour de la mandibule est marqueté de blanc et de brun.

La plus grande femelle que nous ayons examinée (19,5 mm de long) renfermait dans ses oviductes des ovules mesurant 2,5 mm de diamètre.

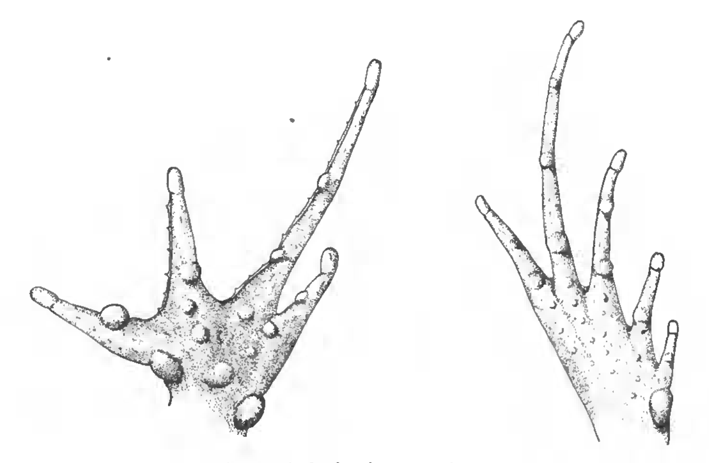


Fig. 2. — *Arthroleptis crusculum* Angel.
A gauche : main d'un ♂ adulte. — A droite : pied.

Particularités du mâle. — Les mâles présentent les mêmes caractéristiques générales que les femelles mais aussi un certain nombre de particularités. La main est remarquable, par l'allongement du doigt 3 qui est nettement plus long que la moitié de la longueur du tibia. Les doigts 2 et 3 sont garnis sur leur bord externe de petites épines saillantes (fig. 2).

Les téguments sont plus verruqueux que chez les femelles, en particulier sur les flancs et l'abdomen, dont les granulations sont surmontées de petites épines. Sans doute s'agit-il d'un caractère sexuel saisonnier. Il existe un volumineux sac vocal sous la gorge.

La coloration est brun noirâtre, sans trace de dessins dorsaux, les flancs irrégulièrement rembrunis. Sur la face ventrale, identique par ailleurs à celle de la femelle, le sac vocal est fortement pigmenté.

Nous avons pu étudier un grand nombre d'individus dont les tailles s'échelonnent de 4,5 à 19,5mm. Chez les très jeunes exemplaires, la livrée offre le caractère que l'on retrouve chez la plupart des Batraciens juvéniles : une teinte de fond sombre saupoudrée d'un très fin pointillé argenté. Chez les formes de plus grande taille, la teinte dorsale est brune avec un dessin plus sombre en forme de triangle dont la base interorbitaire, est soulignée de clair (fig. 3). Elle est suivie par deux taches en losange ou hexagone dont l'antérieure est plus petite que la postérieure. La netteté de ces taches varie selon les individus, elles sont parfois indistinctes, l'animal est alors de teinte brune plus ou moins foncée. Quelques individus présentent une fine ligne blanche médio-dorsale.

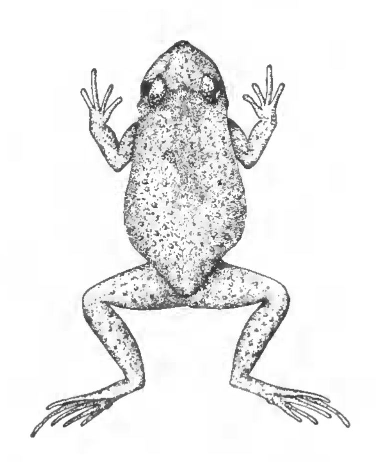


Fig. 3. — *Arthroleptis crusculum* Angel. Juvénile.

L'un des caractères principaux d'*A. crusculum* est l'existence de tubercules plantaires dont la netteté varie selon l'âge. D'une façon à peu près générale on peut établir l'évolution suivante :

A — Individus de moins de 5 mm de longueur totale : les tubercules sont indistincts, leur emplacement à peine indiqué par une tache claire.

B — Individus de 5 à 10 mm : les tubercules basaux aux orteils II, III et IV sont plus ou moins distincts, les autres surtout indiqués par des taches claires ou de légères saillies visibles sous un fort grossissement et en lumière rasante.

C — Au-delà de 10 mm : au moins un tubercule basal net, sinon les trois ; les surnuméraires plus ou moins distincts, au maximum chez les formes en période de reproduction pour lesquelles l'ensemble des granulations tégumentaires apparaissent plus marquées.

Il est évident que l'état de conservation des individus joue un rôle important dans l'appréciation de ce caractère ; il est rare cependant que l'un des tubercules basaux ne puisse être distingué.

Répartition géographique et localisation écologique.

Tous les spécimens de *A. crusculum* connus à ce jour proviennent du Mont Nimba ou de son pourtour immédiat. Il n'est cependant pas exclu, compte tenu de l'absence presque totale de prospections erpétologiques importantes dans l'Ouest Africain en dehors du Nimba, que l'espèce puisse être retrouvée ailleurs ; peut-être existe-t-elle notamment dans les paysages assez semblables de la chaîne du Simandou, à une centaine de kilomètres plus au nord.

La plupart des individus capturés, au nombre d'une centaine, l'ont été dans des biotopes herbacés, assez souvent au voisinage de galeries forestières ; quelques autres ont été pris dans des maquis ou formations buissonnantes. Le fait le plus remarquable est que la majorité d'entre eux, plus des trois quarts, proviennent de zones élevées de la montagne. *A. crusculum* est ainsi l'un des rares Batraciens qui atteignent les crêtes mêmes du Nimba, où plusieurs individus ont été pris au-dessus de 1.600 m. Il vit là au contact du Batracien vivipare *Nectophrynoides occidentalis* Angel, d'ailleurs bien plus abondant que lui à cette altitude. De fait, dans la plupart des relevés quantitatifs de faune effectués dans la prairie sommitale, *A. crusculum* est absent, alors que *N. occidentalis* pullule : ainsi sur quatre prospections intégrales faites en saison des pluies dans la prairie d'altitude au voisinage du Mont Tô, vers 1.650 m, et correspondant à une surface de 100 m², plus de 400 *Nectophrynoides* ont été capturés et aucun *Arthroleptis*.

(16 Pa) prairie Mont Tô, 1650 m., 7 août.... 0 *A. crusculum* (111 *Nectophrynoides*).

(30 Pa) prairie Mont Tô, 1600 m., 25 août.... 0 *A. crusculum* (80 *Nectophrynoides*).

(51 Pa) prairie Mont Tô, 1650 m., 20 sept.... 0 *A. crusculum* (80 *Nectophrynoides*).

(117 Pa) prairie Mont Tô, 1.650 m., 22 sept.... 0 *A. crusculum* (135 *Necto phrynoides*).

Les secteurs de la prairie d'altitude où vit *A. crusculum* correspondent manifestement à ceux qui sont les plus pauvres en *Nectophrynoides* : tels sont le Pierré Richaud et le versant oriental de la montagne au-dessus de Bié. Nous avons ainsi noté, dans quelques relevés quantitatifs correspondant chacun à une surface prospectée de 25 m², les résultats suivants :

(128 Pa) prairie Pierré Richaud, 1.600 m., 22 oct.... 6 *A. crusculum*, 1 *Nectophrynoides*.

(116 Pa) prairie vers Pierré Richaud, 1.450 m., 11 sept..... 1 *A. crusculum*, 1 *Nectophrynoides.*

(28 Pa) prairie vers Pierré Richaud, 1.400 m., 24 août.... 7 *A. crusculum*, 0 *Nectophrynoides.*

(130 Pa) prairie vers Pierré Richaud, 1.400 m., 28 oct.... 5 *A. crusculum*, 0 *Nectophrynoides.*

(31 Pa) prairie versant Bié, 1.400 m., 26 août.... 2 *A. crusculum* 0 *Nectophrynoides.*

De plus, à l'encontre de *N. occidentalis*, qui ne descend jamais au-dessous de 1.200 m. d'altitude, *A. crusculum* n'est pas exclusivement cantonné dans les prairies sommitales. Il se retrouve, et en plus grande abondance, à des altitudes moindres, notamment entre 1.400 et 900 m. La densité de l'espèce peut y être, en certains points et à certaines périodes de l'année — en saison des pluies, de juillet à octobre, — assez importante :

(39 Pa) prairie versant Bié, 1.000 m, 2 sept.... 13 *A. crusculum*, 0 *Nectophrynoides.*

(40 Pa) prairie plateau Zouguépo, 1.000 m, 8 sept..... 18 *A. crusculum*, 0 *Nectophrynoides.*

Mais *A. crusculum* se retrouve plus bas encore, sur les plateaux à 700-900 m. notamment, et même dans les savanes du piedmont, à 500 m. d'altitude, au voisinage immédiat de la montagne (capturés à Ziéla, Blandé, Bakoré) :

(125 Sa) savane Bakoré, 500 m., 8 oct., sur 25 m² : 7 *A. crusculum.*

En dehors de ces diverses captures faites en milieux herbacés, plusieurs spécimens ont été pris dans la zone de maquis et de buissons qui couvrent la crête méridionale de la chaîne, au-dessus de Nion, à 1.300-1.400 m. Il nous semble en outre que l'espèce se réfugie en partie dans les buissons des zones de lisière et dans les galeries forestières lorsque vient la saison sèche. Elle n'en reste pas moins essentiellement une forme de milieux herbacés, ainsi qu'en font foi la grande majorité des lieux de capture, et cela à l'encontre de nombreux autres *Arthroleptis* de la région.

Cycle annuel et mode de reproduction.

Un nombre assez notable des spécimens de *A. crusculum* capturés sont des individus juvéniles ; certains sont même très jeunes, leur taille n'atteignant pas 8 mm alors que l'adulte atteint 20 mm. Il est ainsi possible, en comparant les captures faites aux diverses époques de l'année, de déterminer dans une certaine mesure la période de reproduction de l'espèce et les grandes lignes de son cycle annuel.

En pleine saison des pluies, le nombre des individus juvéniles est particulièrement important ; ils représentent la majorité des captures. Plus précisément, les très jeunes individus se trouvent surtout en juin, juillet, plus rarement en août, et les juvéniles plus avancés en septembre et octobre, vers la fin de la saison des pluies. En saison sèche et en première saison des tornades, avant le début de la vraie saison des pluies, les seuls individus capturés sont au contraire des adultes. Des femelles pleines d'œufs prêts à être pondus ont été observées en avril, en mai et dans la première moitié de juillet.

De ces diverses observations, il ressort que *A. crusculum*, comme la plupart des Batraciens de la région, se reproduit essentiellement dans la première partie de la saison des pluies, entre avril et juillet. Les jeunes effectuent leur développement durant la saison des pluies où ils sont nés et deviennent adultes en trois ou quatre mois, mais ils ne se reproduisent qu'après la saison sèche, c'est-à-dire à l'âge de onze mois environ. La proportion élevée des jeunes par rapport aux adultes semble montrer d'autre part que la durée de vie de l'espèce est brève et ne dépasse sans doute pas deux ans.

Le mode de reproduction et de développement de l'espèce, fort original pour un Anoure, nous a été révélé par la découverte, dans le sol humide du maquis qui couvre une partie de la crête du Nimba vers la frontière libérienne, d'un nid renfermant une quinzaine d'œufs de grande taille (3,5 mm de diamètre). Parmi eux, il en était deux déjà éclos et qui avaient donné naissance à deux minuscules *Arthroleptis* appartenant indubitablement à la forme *A. crusculum*, seule représentée d'ailleurs dans ce secteur élevé de la montagne (1.400 m.).

Arthroleptis crusculum Angel a donc ainsi un développement direct se déroulant, sans phase aquatique aucune, dans un nid aménagé à quelques centimètres de profondeur sous la surface du sol (fig. 4). Le nid forme une petite excavation de un à deux centimètres de diamètre, aux bords assez réguliers, semblant tapissée de mucus. La ponte est constituée d'une quinzaine d'œufs très riches en vitellus, dont la taille — 3,5 mm de diamètre — est extrêmement grande pour une si petite espèce. Elle rappelle assez celle d'un gros Escargot comme notre *Hélix pomatia* d'Europe, avec seulement un nombre trois ou quatre fois moins élevé d'œufs.

Ce développement mène à la naissance de jeunes entièrement métamorphosés, semblables, aux dimensions près, à leurs parents. La vie larvaire sous forme de têtard aquatique se trouve donc entièrement escamotée et les métamorphoses s'effectuent au cours de la vie embryonnaire à l'intérieur de l'œuf, de sorte que l'espèce se trouve être totalement indépendante du milieu aquatique.

Un tel développement direct n'est pas inconnu chez les Anoures où l'on connaît un certain nombre d'espèces, appartenant à des familles différentes, qui déposent leurs pontes hors de l'eau, le plus souvent dans le sol. Tel est le cas de divers Microhylidae appartenant aux genres *Breviceps*, *Oreophryne*, *Cophixalus* et *Asterophrys*, de *Sminthillus* (Cuba) parmi les Brachycephalidae, d'espèces du genre *Hylodes* parmi les Leptodactylidae. Chez les Ranidae, *Discodeles opisthodon* (Nouvelle-Guinée) et *Cornufer guentheri* (Philippines) pondent dans des crevasses du sol et les œufs se développent directement sans stade larvaire libre. Il en est de même chez les *Arthroleptis (Arthroleptella) lightfooti* du Cap et, selon Noble, d'*Arthroleptis stenodactylus* d'Afrique du Sud.

Il semble d'ailleurs assez probable que plusieurs autres espèces

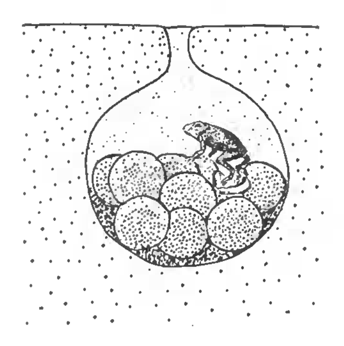


Fig. 4. — Schéma du nid d'*Arthroleptis crusculum* Angel.

d'*Arthroleptis* offrent un mode de reproduction et de développement analogue et se soient elles aussi libérées de la nécessité d'un développement aquatique sous forme de têtards.

Conclusion.

Par un mécanisme entièrement différent, *A. crusculum* se trouve avoir ainsi réalisé une adaptation à la vie terrestre qui équivaut à celle du petit Crapaud vivipare *Nectophrynoides occidentalis*, caractéristique lui aussi du peuplement batrachologique du Nimba, Les deux formes coexistent d'ailleurs partiellement, ainsi que nous l'avons vu, dans les zones élevées de la montagne ; plus exactement elles s'y sont partagé certains biotopes peu propres à la vie des Batraciens à développement aquatique normal.

Dans les régions les plus élevées et les plus ennuagées de la montagne, *Nectophrynoides* l'emporte nettement sur *A. crusculum*. Si, en effet, le nombre des jeunes d'une « couvée » d'*Arthroleptis* semble plutôt supérieur à l'effectif moyen d'une portée de *Necto-*

phrynoides, les jeunes *Arthroleptis* naissent de bien plus petite taille que les *Nectophrynoides* ; ce fait constitue un très lourd handicap devant le danger que constituent les divers prédateurs, particulièrement nombreux durant le début de la saison des pluies. Le nid lui-même, placé fort près de la surface du sol, est exposé aux intempéries, en particulier aux excès de pluies comme aux périodes de sécheresse. Il est également très exposé aux prédateurs, même de petite taille, comme les Carabiques ou les Myriapodes Chilopodes, qui abondent. Enfin les très jeunes *A. crusculum* peuvent fort bien servir de proies aux *Nectophrynoides*, tandis que la taille de ces derniers à la naissance — 7 à 8 mm — les rend déjà moins vulnérables. Ces faits suffisent sans doute à expliquer la totale suprématie des *Nectophrynoides* dans la plus grande partie de la prairie et notamment au-dessus de 1.400 m des crêtes.

Nectophrymoides a toutefois des exigences climatiques — besoin durant plusieurs mois de vie active d'une atmosphère saturée d'humidité et de crachin — et des exigences pédologiques — besoin de fissures profondes dans le sol lui permettant de résister au déssèchement intense de la prairie en saison sèche — qui limitent très étroitement son domaine. Dans la partie septentrionale de la chaîne (Pierré Richaud) et sur le versant oriental au-dessus de Bié, trop exposés aux vents desséchants, et d'une façon générale au-dessous de la zone des nuages persistants de saison humide, l'espèce se trouve donc pratiquement éliminée. C'est dans ce secteur encore montagnard mais débarrassé de la concurrence des *Nectophrynoides* que les peuplements de *A. crusculum* sont les plus importants. Sur des pentes encore abruptes d'où l'absence de collections d'eau non courante exclut la plupart des autres espèces de Batraciens, il profite seul de l'avantage fondamental que constitue son mode de développement direct.

Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum.
Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure.